

針葉樹假導管第二次膜のミセル排列 (其の2)

原 田 浩・貴 島 恒 夫・梶 田 茂

(木材生物第1研究室)

Hiroshi HARADA, Tsuneo KISHIMA and Sigeru KADITA : The Micellar Orientation in the Secondary Wall of Coniferous Tracheids (II)

I 緒 言

針葉樹の正常假導管第二次膜に於て、外層及び内層のミセルは細胞長軸に対して著しく緩い傾斜で排列しているが、最厚層と目される中層のミセルは著しく急角度で排列している。このことは偏光々学的に推察され、特に中層のミセル傾角については¹⁾²⁾2~3の方法で測定されている。尾中³⁾も細胞膜に現われる腐朽孔によつてこの傾角を測定し、その結果を報告した。しかし乍ら外層並に内層のミセル傾角については、BAILEY⁴⁾及びWARDROP⁵⁾の報告を見るのみである。BAILEYは塩素処理による細胞膜の崩壊部に沃度の針状結晶を作らせる方法によつて中層のみならず外層についてもこれを測定しようとした。これは明らかに顕微鏡下に於いても可視であり且、ミセル傾角を調べるのに役立つと考えられる。

筆者等は上述の塩素処理方法を用い、本邦産の数種針葉樹正常假導管について、第二次膜の外層及び中層のミセル傾角を測定し得たので、その結果を報告する。

本研究は故尾中博士の御助言と御援助に負う所極めて大であることを特記し謝意を表する。

II 実 験 方 法

1. 試 料

a. イチイ (*Taxus Cuspidata* S. et z.)

採取地不詳、京大森林利用学研究室所蔵の材鑑中、40年を数える円盤の第30, 31, 32年輪を選定。

b. スギ (*Cryptomeria japonica* D. Don)

採取地京都府船井郡西本梅村字法京、23年生、樹高8米、地上1.3米の円盤より第21, 22, 23年輪並に第2, 3年輪を選定。

c. ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa* S. et z.)

採取地木曾、数年輪を選定。

d. アカマツ (*Pinus densiflora* S. et z.)

採取地広島県双三郡板木村中山国有林、91年生、樹高15.9米、地上2.3米の円盤より第87, 88, 89年輪並に第7, 8年輪を選定。

e. ツガ (*Tsuga Sieboldii* Carr)

採取地不詳，京大森林利用学研究室所蔵の材鑑中，23年を数える円盤の第16，17，18年輪を選定。

2. 測定方法

測定すべき年輪を含む $10 \times 10 \times 15 \text{ mm}$ の二方柱試験片をとつて高压釜で煮沸し，マイクロームで厚さ約 20μ の試片を作製した。次に BAILEY⁴⁾ の塩素処理法を行つた，即ち切片を塩素ガスで処理し，約5%のアンモニア水溶液，及び水で洗う。この操作を2～3回繰返し95%アルコールで脱水し，2～4%のヨードヨード加里水溶液にて染色しスライドガラス上におく，次いで約60%の硝酸を1滴々下しカバーガラスで覆つてプレパラートとした。かくすれば第2次膜のフィブリルの間隙に生じた暗褐色のヨードの針状結晶排列がミセルの排列を示すから，顕微鏡下で，あるいは写真によつて細胞の長軸となす角度を測定した。

Ⅲ 実験結果及び考察

小原氏³⁾は射出線と間の仮導管の孔紋開口を利用してエゾマツについて第二次膜中層のミセル傾角を測定した結果，内部の年輪より10年位迄は急に傾角小となり，その後は余り変化しないと報告している。この結果を妥当とすれば中心より約10年以後の年輪についてミセル傾角を測定すれば，その材については略一定と考えられよう。

筆者等は前述の各試料について第15年以後の2～3個の年輪及び比較のためにスギ並にアカマツについては中心に近い2～3個の年輪を選び，中，外層のミセル傾角を測定した。又イチイでは螺旋紋（Spiral-thickenning）の傾角を併せ測定した。

A. 中層膜に於ける傾角

観察した範囲では，既に報ぜられているように仮導管第二次膜中層のミセルは，一般に細胞長軸に対して略一定の傾きをもつた螺旋状排列を示している（Fig. 1）。その回旋方向は右のこともあり，左のこともあつて仮導管によつて異なる。

又孔紋のある部分では幾分偏倚し孔紋開口を囲むような迂回した排列をとることも既報の通りである（Fig. 1）。且つ孔紋の開口は中層のミセル排列の方向と殆んど平行している。

次に多数の春秋材仮導管について切線，放射両膜のミセル傾角及びその仮導管の径の平均値を求めた結果は第1表に示す通りである。但し孔紋附近の偏倚部は測定より除いた。

第1表 仮導管第二次膜に於ける中層のミセル傾角及びその径
(Table. 1. Inclination of micellar orientation in the central layer of the secondary wall and breadth of coniferous tracheids.)

樹 種	年 輪	細胞層数 及び 年 輪 幅 (μ)	部分	切 線 膜		放 射 膜		差	
				ミセル傾角 ($^{\circ}$)	仮導管の径 (μ)	ミセル傾角 ($^{\circ}$)	仮導管の径 (μ)	ミセル傾角 ($^{\circ}$)	仮導管 の径(μ)
イチイ	第30, 31, 32年輪の 平均	2488.0	春	19.2 ± 0.4	30.2 ± 0.3	23.0 ± 0.2	34.7 ± 0.3	-3.8	-4.5
		53個	秋	12.5 ± 0.3	32.0 ± 0.4	10.9 ± 0.3	21.1 ± 0.2	+1.6	+10.9

スギ	第21, 22, 23年輪の平均	3196.8	春	9.8±0.3	40.0±0.5	19.4±0.3	43.7±0.2	-9.6	-3.7
		112個	秋	6.4±0.2	27.1±0.2	5.9±0.1	20.0±0.3	+0.5	+7.1
	第2, 3年輪の平均	2324.0	春	28.2±0.05	25.2±0.3	36.2±0.5	28.1±0.1	-8.0	-2.9
		112個	秋	20.9±0.7	23.7±0.5	17.5±0.4	15.5±0.1	+3.4	+8.2
ヒノキ	不詳 (4年輪)の平均	1607.2	春	11.6±0.3	31.8±0.4	15.2±0.3	39.0±0.3	-3.6	-7.2
		44個	秋	8.4±0.1	27.8±0.2	5.0±0.1	16.8±0.2	+3.4	+11.0
アカマツ	第87, 88, 89年輪の平均	1105.5	春	14.7±0.3	23.2±0.3	18.8±0.3	38.5±0.2	-4.1	-5.3
		41個	秋	8.8±0.1	27.4±0.4	7.6±0.2	15.4±0.2	+1.1	+12.0
	第7, 8年輪の平均	2632.0	春	32.0±0.5	23.5±0.5	34.8±0.4	25.7±0.2	-2.8	-2.2
		118個	秋	25.0±0.1	23.8±0.4	23.0±0.3	12.6±0.3	+2.0	+11.2
ツガ	第16, 17, 18年輪の平均	3304.0	春	31.0±0.5	27.8±0.3	28.0±0.3	32.4±0.2	+3.0	-4.6
		111個	秋	—	—	13.8±0.5	23.2±0.4	—	—

(註: +は切線膜が, -は放射膜が夫々大であることを示す。)

上表によつて見ると, ミセル傾角は春材仮導管ではツガを除いて, 何れも切線膜の方が放射膜より小であり, 秋材仮導管ではこれと反対である。又春秋両仮導管を比較した場合には前者の方が後者より大であり, その差は一般に切線膜に於いては放射膜に於ける程著しくはない。

アカマツ及びスギの中心部に近い年輪では, 外辺部のものに比して著しくミセル傾角は大である。これは小原氏の報告に一致するが, その平均年輪幅, 平均細胞層数及び平均細胞径を両者について比較しても中心の方のミセル傾角の大であることを説明する理由は認められない。しかし⁶⁾ DADSWELL の言うようにこの部分のミセル傾角はアテ (compression-wood) の仮導管のミセル傾角に近似していることは興味ある問題である。

B. 外層膜に於ける傾角

外層膜のミセルも又細胞長軸に対して略一定の緩かな傾きをもつた螺旋状排列である (Fig. 2)。その回旋方向は中層のミセル排列と同様に仮導管によつて異なる。ところが孔紋との境界部附近では排列に乱れがある, 又孔紋の隆起部では同心円状のミセル排列が見られる (Fig. 1)。開口は外層ミセルの排列方向と一致していない。

次に中層のミセル傾角を測定したと同じ仮導管について, 外層のミセル傾角 (イチイについては螺旋紋を含む) を測定した結果を比較の為に中層のミセル傾角と共に併記すると第2表の通りである。

第2表 仮導管第二次膜の外層及び中層のミセル傾角

(Table 2. Inclination of micellar orientation in the outer and the central layer of the secondary wall of coniferous tracheids.)

樹種	年輪	部分	切線膜				放射膜			
			外層のミセル傾角	中層のミセル傾角	螺旋紋の傾角	外中層の傾角の和	外層のミセル傾角	中層のミセル傾角	螺旋紋の傾角	外中層の傾角の和
イチイ	第30, 31, 32年輪の平均	春	71.3±0.4	19.2±0.4	56.7±0.4	90.5 (75.9)	66.6±0.2	23.0±0.2	52.5±0.2	89.6 (75.5)
		秋	79.0±0.3	12.5±0.3	53.5±0.5	91.5 (66.0)	79.6±0.2	10.9±0.3	51.6±0.3	90.5 (62.5)
スギ	第21, 22, 23年輪の平均	春	78.0±0.7	9.8±0.3	—	87.8	71.5±0.4	19.4±0.3	—	90.9
		秋	80.6±0.6	6.4±0.2	—	87.0	84.3±0.2	5.9±0.3	—	90.2
	第2, 3年輪の平均	春	62.7±0.5	28.2±0.5	—	90.9	54.5±0.7	36.2±0.5	—	90.7
		秋	70.8±0.8	20.9±0.6	—	90.5	73.0±0.8	17.5±0.4	—	90.9
ヒノキ	不詳 (4年輪の平均)	春	78.7±0.7	11.6±0.3	—	90.3	74.4±0.2	15.2±0.3	—	89.6
		秋	81.2±0.6	8.4±2.7	—	89.6	84.3±0.4	5.0±0.1	—	89.3
アカマツ	第87, 88, 89年輪の平均	春	76.2±0.4	14.7±0.3	—	90.9	72.5±0.2	18.8±0.3	—	91.3
		秋	82.3±0.3	8.8±0.2	—	91.1	82.3±0.3	7.6±0.2	—	89.9
	第7, 8年輪の平均	春	57.8±0.3	32.0±0.5	—	89.8	56.2±0.5	34.8±0.4	—	91.0
		秋	67.0±0.5	25.0±0.7	—	92.0	67.2±0.3	23.0±0.3	—	90.2
ツガ	第16, 17, 18年輪の平均	春	61.4±0.3	31.0±0.5	—	92.4	61.1±0.4	28.0±0.3	—	89.1
		秋	—	—	—	—	75.7±0.5	13.8±0.5	—	89.5

(註：括弧内は中層と螺旋紋との傾角の和を示す。)

春材仮導管に於いて外層のミセル傾角は一般に切線膜の方が放射膜よりも大である、しかるに秋材仮導管ではこれと反対である。

次に春秋材両仮導管のミセル傾角を比較すると何れも秋材の方が大である、即ち秋材仮導管ではミセルは細胞長軸に対して垂直に近く排列していて、BAILEY の言う如く長軸に全く垂直な排列は認められなかつた。

イチイの螺旋紋の回旋方向は中層と反対であり、その傾角は春秋材両仮導管共に切線膜の方が放射膜より大である。そして春秋材両仮導管を比較すると何れも春材に於いて大である。ここで注意すべきは外層と異なり、放射膜に於いて仮導管の径の大である春材では傾角も大、径の小さな秋材では傾角も小となつている。

C. 外層膜と中層膜のミセル傾角の関係

ミセルの回旋方向は仮導管によつて異なるが、各1個の仮導管について見ると外層のミセル回旋方向と中層のミセル回旋方向とは反対である、即ち両者は交叉している。これは筆者等の観察した範囲では何れの樹種についても見られるのであつて、BAILEY の述べているような外、中層の種々のミセル排列形式の区別は認められなかつた。

しかもここに興味あることは第2表に見るように、仮導管の外、中両層のミセル傾角の和は春秋材両仮導管の何れの膜でも 90° に近い、即ち外層と中層とのミセルは殆んど直交するよう

に排列していることである (Fig. 3, 4). 即ち, 例えば秋材仮導管の放射膜のように中層のミセルが細胞長軸に平行に近く排列しているものは外層のミセルは殆んど直角に近い角度で排列していることとなる.

⁷⁾ MUNCH は細胞膜の螺旋状構造は肥厚の際の状態によつて偶然定まるのではなく, 何等かの機能に關係する意義があるものと考え, 動物の骨の構造と比較し仮導管の第2次膜の外層及び内層はミセル傾斜の大なることに關し, 細胞に縦圧が加えられた場合, 中層の螺旋は短縮するが, その際径を増し縦圧の一部は横圧に転じて外層を内より外に圧迫し, それは螺旋の傾斜の大なる外層によつて支えられると説明しているが, この場合外層と中層のミセルが互に直交しているとするとは上述の応力に耐えうるには力学的に最も適当な構造であると考えられる.

そして中層のミセル傾角は偏光顕微鏡, 孔紋開口等の方法から比較的容易に測定し得るから, これから外層の傾角は推定し得ることとなる.

さてイチイの螺旋紋は仮導管細胞の内側に存在し, 第二次膜の一部で内層と考えられることがある.⁸⁾ そして前述のように回旋方向は中層ミセルの方向と交叉し外層と同方向である. しかし乍らその傾角は第2表に示すように外層のミセル傾角と異なり従つて中, 外層間のような關係が認められない.

⁵⁾ HODGE, WARDROP は電子顕微鏡によつてベイマツ仮導管の内層のミセル傾角を測定した処約 80° であつた. そして螺旋紋の傾角は内層のミセル傾角と異なると報じているから螺旋紋をもつて内層のミセル排列を示すと考えることは疑問である.

HODGE 等の測定結果からすると, 内層のミセルは外層と同じ方向でしかも略同じ傾角をもつて排列するものと推測でき, 偏光々学的研究の結果を裏づけることとなる.

放射膜に於ける中層のミセル傾角は一般に春材仮導管より秋材仮導管に向い細胞の径を減するに従つて傾角が小となるのであるが, 細胞の形の増大は第一次膜の形成当時に行われミセル排列の形成される第二次膜形成時代には細胞の形は既に完成せるもの故, 細胞径が大となるとミセル傾角が大となるとは理論的には考え難い. これは中層について考えたのであるが, 外層ではこれと反対でしかも回旋方向迄反対であることについては原形質流動説をもつてしても説明出来ない, 結局細胞膜生成の問題の解明に俟たねばならぬであろう.

次に外, 中層膜のミセル排列の状態を模型的に示すと Fig5 の通りである.⁹⁾

Ⅲ 要 約

塩素処理方法を用い本邦産の数種針葉樹正常仮導管について, 第二次膜の外層及び中層のミセル傾斜を測定した結果.

1. 仮導管の第二次膜の外層及び中層のミセルは細胞の長軸に対して夫々略一定の傾きをもつた螺旋状排列をなし, その回旋方向は仮導管によつて異なる, 1個の仮導管では外層と中層のミセルは互に方向反対で交叉している.

2. 孔紋の隆起部では、外層のミセルは同心円状で膜との境界付近では若干偏倚が見られるが、中層のミセルは開口を囲むように迂回排列をしている。
3. 細胞長軸に対する中層のミセル傾角は、春材仮導管で一般に切線膜の方が放射膜より小であるが、秋材仮導管では切線膜の方が大である。外層に於いてはこれに反し春材では切線膜が、秋材では放射膜が夫々大である。
4. 春秋両材仮導管のミセル傾角を比較すると、中層では何れの膜でも春材が大であるが、外層では秋材の方が大である。
5. 春秋両材仮導管共に、外層と中層のミセル傾角の関係はその和が 90° に近い、即ち両層のミセルは略直交している。

Résumé

In 1937 I. W. BAILEY reported that crystalline aggregates of iodine may be induced to form within the elongated interstices of the cellulose matrix of the secondary wall, and that these elongated crystals are oriented parallel to the long axis of the fibrils of cellulose and accordingly of the micelles.

we have studied on the micellar orientation in the secondary wall of normal, 3-layered coniferous tracheids by BAILEY's Method about several Japanese species.

Results obtained are as follows:

1. The micelles in the outer and the central layer of the secondary wall have nearly regular orientation to the axis of tracheid and form a helix around it. There is no regular alternation of right-handed and left-handed helices from cell to cell in a given species, and the micellar orientation in the outer layer is crossing with that in the central layer.
2. In the border of pits the micelles have a circular orientation in the outer layer, and curve about the pits in the central layer.
3. As to the micelles in the central layer, the inclination of the micelles on tangential wall are generally rather less than on radial in spring wood, but in summer wood the case is contrary. And as to in the outer layer, its inclination on tangential wall is larger than on radial in spring wood, but in summer wood the case is contrary (Table. 2).
4. The inclination of micelles in summer wood is generally rather less than in spring wood in the central layer, but the case is contrary in the outer layer (Table. 2).
5. The micellar orientation in the outer layer is crossing at nearly right angle

with that in the central layer (Table. 2).

参 考 文 献

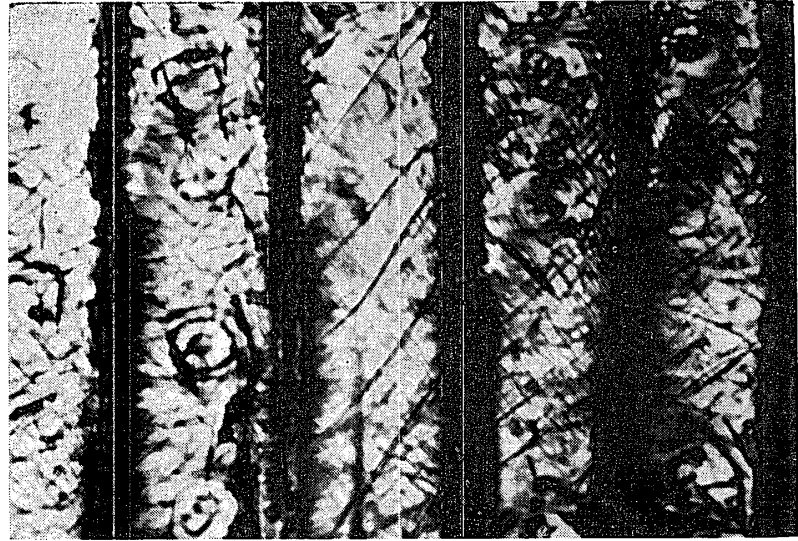
- 1) R. D. Preston : Phil. Trans. Roy. Soc. **224**, 131 (1935)
- 2) 小原亀太郎 : 纖維素工業, **14**, 11, : 411 (1938)
- 3) 尾中文彦・原田 浩 : 日本林学会誌, **32**, 4, : 151 (1950)
- 4) I. W. Bailey. and M. R. Vestal. : Jour. Arnold. Arboretum., **18**, : 186 (1937)
- 5) A. J. Hodge and A. B. Wardrop : Nature. **165**. 272 (1950)
- 6) H. E. Dadswell and Wardrop : Australian Forestry. **13**. 1. (1949)
- 7) E. Munch : Flora. **32**. : 357, (1938)
- 8) 尾中文彦 : 木材研究, **1** : 19 (1949)
- 9) H. P. Brown and A. J. Panshin : Textbook of Wood Technology. **1** 85. (1949)



第2図 スギ，切線断面

春材仮導管第二次膜外層のミセル排列を示す。 約×600

(“SUGI”- *Cryptomeria japonica* D. Don)
Tangential wall of a earlywood tracheid, showing the micellar orientation in the outer layer of the secondary wall



第1図 イチイ，放射断面

春材仮導管第二次膜の外層及び中層のミセル排列を示す。 約×300

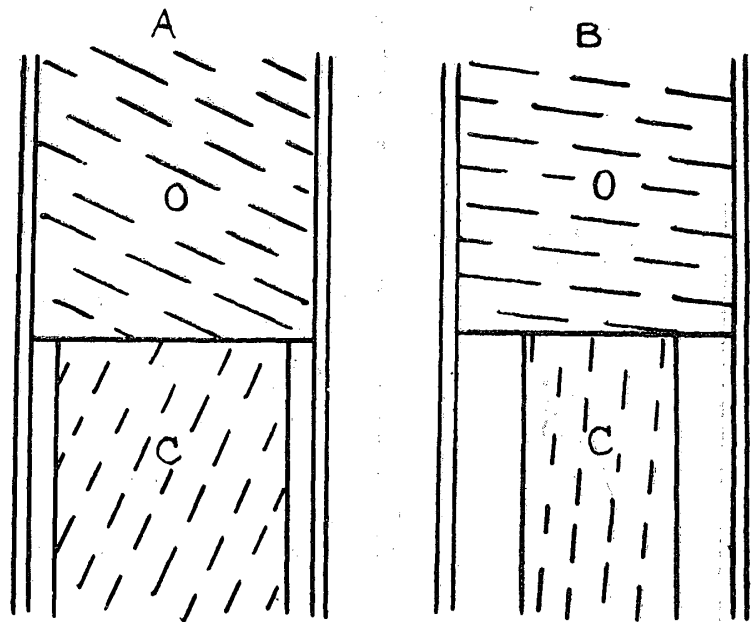
(“ICHI”- *Taxus cuspidata* S. et Z). Radial wall of earlywood tracheids, showing crystalline aggregates of iodine in the outer- and the central layer of the secondary wall.



第3図 スギ，放射断面

春材仮導管第二次膜の外層と中層のミセルが略直交する。 約×300

(“SUGI”- *Cryptomeria japonica* D. Don). Radial wall of earlywood tracheids, showing the micellar orientation in the outer layer which crosses at nearly right angle with that in the central layer.

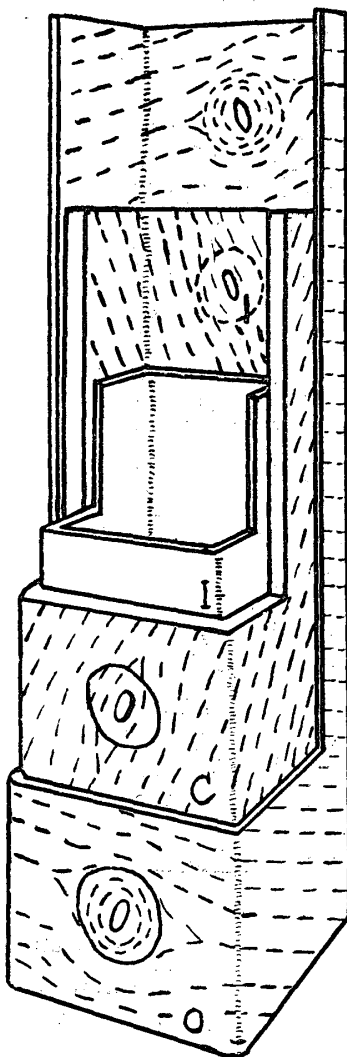


第4図 仮導管第二次膜のミセル排列模型図

Oは外層, Cは中層を示す. A: 春材仮導管. B: 秋材仮導管

(Diagrammatic illustration of the micellar orientations in the outer layer (O) and the central layer (C) of the unpitted wall of a coniferous tracheid.

A: Earlywood tracheid. B: Latewood tracheid.)



第5図 春材仮導管第二次膜のミセル排列模型図

Oは外層, Cは中層, Iは内層を示す.

(The model picture of the micellar orientation in the secondary wall of a coniferous tracheid. O: Outer layer, C: Central layer, I: Inner layer)